

Biodiversité fonctionnelle : effet de l'environnement paysager d'une parcelle de vigne sur la régulation de ses ravageurs (BIOCONTROL)

**Sentenac G.¹, Rusch A.², Kreiter S.³, Bouvier J.-C.⁴, Thiery J.⁵, Delbac L.², Thiery D.^{2,7},
Lavigne C.⁴, Madejski M.¹, Guilbault P.⁶, Guisset M.⁵, Tixier M.-S.³**

Avec la collaboration de Davidou L., Douin M., Farrera I., Métral R., Servant M., Smits N.,
Van Helden M. et Zriki G.

¹ IFV, Pôle Bourgogne-Beaujolais-Jura-Savoie, 6 rue du 16^{ème} Chasseurs, F- 21200 Beaune.

² INRA, UMR 1065 SAVE, 71 avenue Edouard Bourlaux, CS 20032, F-33 882 Villenave d'Ornon.

³ Montpellier SupAgro, UMR CBGP, CS 30016, F-34988 Montferrier-sur-Lez cedex.

⁴ INRA, PSH, UR 1115, 228 route de l'aérodrome, CS 40509, F-84914 Avignon.,

⁵ Chambre d'Agriculture des Pyrénées-Orientales, 19 avenue de Grande-Bretagne, F-66025 Perpignan

⁶ Chambre d'Agriculture de la Gironde, 39 rue Michel Montaigne CS 20115, F-33295 Blanquefort

⁷ UMT INRA/IFV seven, 71 avenue Edouard Bourlaux, CS 20032, F-33 882 Villenave d'Ornon

Correspondance : gilles.sentenac@vignevin.com

Résumé

En cultures pérennes et plus particulièrement en vigne, il existe très peu de connaissances sur les relations entre la proportion d'habitats semi-naturels autour d'une parcelle et le niveau de régulation des insectes ravageurs. Le projet Biocontrol (2013-2016) s'est donc attaché à étudier comment la complexité du paysage influençait l'abondance et la régulation des tordeuses, l'abondance des Phytoseiidae, des arthropodes prédateurs occasionnels, l'abondance et la richesse spécifique des oiseaux et des chauves-souris. Un dispositif de 20 parcelles de vigne, sélectionnées le long d'un gradient de complexité du paysage, a été mis en place dans chacune des 3 régions suivantes : Aquitaine, Bourgogne et Roussillon. Les résultats à l'échelle de l'ensemble du dispositif laissent apparaître de fortes dépendances contextuelles avec des effets négatifs, nuls ou encore positifs de la proportion d'habitats semi-naturels sur l'abondance ou la régulation naturelle des tordeuses de la grappe, sur l'abondance des prédateurs arthropodes occasionnels, avec parfois un effet inverse selon la région considérée. Le contexte paysager n'a pas d'effet sur le parasitisme larvaire pourtant substantiel de *Sparganothis pilleriana*, ni sur l'abondance des Phytoseiidae. A certaines étendues spatiales, le taux de recouvrement des habitats semi-naturels a un effet positif significatif sur la richesse spécifique et l'abondance de l'avifaune, sur la richesse spécifique et l'activité insectivore des chiroptères.

Mots-clés : biodiversité fonctionnelle, habitats semi-naturels, paysage, régulation naturelle, ravageurs de la vigne, auxiliaires.

Abstract: Functional biodiversity: effect of landscape context around vineyards on natural pest control services

The relationship between the proportion of semi-natural habitats in the landscape and the level of arthropod pest control by natural enemies in perennial crops was seldom investigated, especially in vineyards. The Biocontrol project (2013-2016) therefore investigated how landscape complexity influenced the natural control of grape moths, the abundance of Phytoseiidae and arthropod predators, as well as the abundance and species richness of birds and bats. A set of 20 vineyard plots, selected

along a gradient of landscape complexity, was chosen in each of the following three regions: Aquitaine, Burgundy and Roussillon. The overall results revealed strong contextual dependencies with negative, null or positive effects of the proportion of semi-natural habitats on the abundance and natural control of grape moths and on the abundance of arthropod predators. Effects were even sometimes in the opposite direction depending on the region considered. The landscape context had no effect on the larval parasitism of *Sparganothis pilleriana*, although parasitism was high, nor on the abundance of Phytoseiidae. At some spatial scales, the proportion of semi-natural habitats had a significant positive effect on the species richness and abundance of birds and on the species richness and insectivorous activity of bats.

Keywords: functional biodiversity, semi-natural habitats, landscape, natural pest control, vineyard pests, natural enemies

Introduction

La simplification des paysages associée à l'utilisation massive d'intrants est reconnue comme ayant des effets négatifs sur la biodiversité et les services écosystémiques (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Dans ce contexte, l'un des enjeux majeurs pour la viticulture est le développement de stratégies innovantes de gestion des populations de bioagresseurs répondant à la fois à des critères économiques et environnementaux.

En comparaison avec d'autres productions, la viticulture apparaît comme une grande utilisatrice de produits phytopharmaceutiques, son IFT moyen est de 12.5 à l'échelle nationale (Butault *et al.*, 2010). Il est donc prioritaire d'opérer à une mutation profonde des systèmes viticoles pour diminuer l'usage des pesticides. Parmi les potentiels leviers d'action, le développement de systèmes de culture écologiquement intensifs, c'est à dire optimisant les fonctions et processus rendus par la biodiversité pour minimiser l'utilisation de produits phytosanitaires, apparaît comme une piste de recherche prometteuse (Bommarco *et al.*, 2013).

La régulation naturelle des ravageurs est un service écosystémique important influençant la production agricole et répondant à diverses variables environnementales opérant à plusieurs échelles spatiales et temporelles (Tscharntke *et al.*, 2007). Parmi ces différentes variables, il est maintenant bien démontré que le contexte paysager et particulièrement la proportion d'habitats semi-naturels dans le paysage détermine les assemblages d'ennemis naturels et les niveaux de régulation naturelle dans les agrosystèmes (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011 ; Rusch *et al.*, 2016). Ainsi, nous savons que des paysages plus complexes, c'est à dire avec une proportion d'habitats semi-naturels importante, favorisent l'abondance et la diversité des ennemis naturels ainsi que la régulation des ravageurs. Cet effet positif s'explique par le fait que ces habitats fournissent un certain nombre de ressources et de fonctions clés pour les populations d'ennemis naturels (Landis *et al.*, 2000). Ainsi, les forêts, les prairies naturelles ou les haies fournissent du nectar, du pollen, des hôtes alternatifs, des proies alternatives, des sites d'hivernation, ou encore des zones refuges pour une large majorité d'espèces de prédateurs et de parasitoïdes (Landis *et al.*, 2000).

Cependant, il n'existe que très peu de connaissances sur ce sujet en systèmes de culture de plantes pérennes et particulièrement en vigne. Notre projet s'est donc attaché à observer comment la complexité du paysage, caractérisée par la proportion d'habitats semi-naturels, influence :

- Le niveau de régulation des ravageurs tels qu'eudémis, cochylis, pyrale et acariens,
- La richesse et l'abondance des arthropodes prédateurs potentiels,
- La richesse et l'abondance des oiseaux et des chauves-souris dont le statut d'auxiliaires en viticulture n'est pas encore avéré.

Notre hypothèse principale dans cette étude est donc que la pression des ravageurs devrait être moins importante, l'abondance, la richesse des auxiliaires et les niveaux de régulation naturelle plus élevés, dans des paysages avec de fortes proportions d'habitats semi-naturels que dans des paysages de monoculture de vigne.

Le programme « Biocontrol », lauréat d'un financement CASDAR « innovation et partenariat » a été réalisé sur la période 2012 à 2016 par l'Institut Français de la Vigne et du Vin (porteur du projet), l'Institut National de la Recherche Agronomique UMR SAVE, UR PSH et UMR System, les Chambres d'Agriculture des Pyrénées-Orientales et de la Gironde, Montpellier SupAgro UMR CBGP et UMR System, Bordeaux Sciences Agro.

1. Dispositif expérimental, digitalisation et proportion des habitats semi-naturels

1.1 Matériels et méthode

Sur chacune des trois régions d'étude, Aquitaine, Bourgogne et Languedoc-Roussillon, 20 parcelles plantées avec le même cépage ont été sélectionnées le long d'un gradient de complexité du paysage. Ce gradient a été défini par la proportion d'habitats semi-naturels (forêts, friches, prairies permanentes, haies) dans un rayon de 1 km autour de chaque parcelle. La taille minimale des parcelles a été fixée à 0.5 ha pour limiter l'importance des effets de bordure et l'ensemble des parcelles retenues dans chacune des régions devait présenter des caractéristiques intra-parcellaires identiques notamment en termes de diversité végétale (*i.e.*, enherbement oui/non) et de lutte obligatoire contre la flavescence dorée. Ces parcelles, distantes les unes des autres d'au moins 2 kilomètres, sont situées dans des secteurs non placés sous confusion sexuelle. Les mesures de complexité du paysage pour la sélection des sites sont issues, dans un premier temps, de la base de données européenne Corine Land Cover. L'occupation du sol autour de chaque parcelle sélectionnée a ensuite été caractérisée plus finement en digitalisant les photographies aériennes ortho-rectifiées (IGN) au moyen du logiciel ArcGis 10-1. Suite à l'établissement de ce dispositif, les variables paysagères ont été calculées à différentes étendues spatiales : cercles concentriques de 100m, 250m, 500m, 750m et 1000m de rayon.

1.2 Résultats

Les parcelles sélectionnées en Aquitaine, Bourgogne et Languedoc-Roussillon sont complantées respectivement en Merlot, Pinot noir et Carignan.

Le gradient construit permet de couvrir une gamme de complexité du paysage allant, en % d'habitats semi-naturels dans un rayon de 1 km autour de la parcelle, de 0.5 % à 68 % en Aquitaine, de 2 % à 82 % en Bourgogne et de 24 % à 65 % en Languedoc-Roussillon (Tableau 1).

Tableau 1 : Proportion d'habitats semi-naturels (HSN) dans les différents buffers des 60 parcelles

rayon en m.		%HSN														
		Aquitaine					Bourgogne					Roussillon				
		1000	750	500	250	100	1000	750	500	250	100	1000	750	500	250	100
Parcelles	1	43.6	44.0	52.5	55.4	0.0	20.9	8.4	2.1	0.7	0.0	56.1	51.4	41.8	26.1	0.0
	2	35.9	27.8	20.6	1.3	0.0	59.9	55.9	46.0	41.6	13.4	51.1	50.4	45.5	31.1	5.3
	3	53.6	44.5	32.7	45.4	5.4	50.5	50.4	42.9	17.8	0.0	62.4	60.0	49.9	30.1	0.0
	4	38.2	26.5	23.2	14.2	0.0	57.0	52.7	46.8	35.3	10.8	45.0	47.3	48.1	20.5	0.0
	5	22.9	19.8	10.8	3.4	0.0	56.7	47.2	34.8	24.7	8.1	48.6	48.3	58.4	55.6	49.3
	6	0.5	0.5	0.3	0.2	0.0	3.9	1.3	1.2	1.5	0.9	34.5	27.4	25.1	20.7	18.5
	7	3.4	1.0	0.3	0.0	0.0	60.8	61.0	56.4	24.1	0.8	53.8	53.1	53.4	23.1	4.2
	8	38.1	35.1	26.1	14.9	0.0	26.9	23.7	16.3	2.9	0.4	56.2	61.0	47.3	36.5	13.4
	9	16.4	11.7	11.1	2.6	0.0	18.7	19.6	14.2	4.7	1.3	31.8	33.7	30.8	30.5	46.2
	10	23.4	25.2	15.7	0.1	0.0	9.6	6.8	4.2	4.8	12.6	65.1	67.5	74.9	81.6	42.9
	11	68.4	69.2	75.2	46.2	17.2	81.7	85.1	88.0	75.4	28.4	35.2	25.9	39.5	42.3	29.4
	12	8.8	11.3	15.7	17.3	0.0	44.9	29.4	18.6	12.5	17.9	24.2	21.6	18.3	18.3	8.7
	13	12.6	14.2	12.2	4.8	1	5.3	1.4	1.6	0.6	0.0	28.6	27.3	18.5	18.1	0.0
	14	1.4	1.8	2.8	9.3	9.6	47.8	47.8	38.8	22.9	10.8	38.3	42.8	48.1	60.7	65.3
	15	10.7	12.9	18.3	18.8	3.8	25.9	18.2	5.4	2.3	11.6	27.8	20.8	17.6	17.9	27.6
	16	9.4	5.10	3.7	0.0	0.0	27.7	32.5	36.6	25.9	0.0	41.0	39.7	43.0	43.5	42.1
	17	19.4	25.8	30.8	21.8	10.2	1.9	1.1	1.1	0.0	0.0	43.0	35.0	34.7	25.2	4.5
	18	17.4	12.9	14.3	10.3	0.0	50.0	49.6	49.2	43.2	26.9	36.5	31.5	21.5	34.1	34.9
	19	24	17.2	12.0	14.5	17.2	46.7	48.1	48.9	49.2	46.2	52.1	48.2	39.2	24.1	6.3
	20	51	49.7	52.0	31.6	5.7	23.8	23.4	19.7	8.2	9.6	61.5	69.6	69.8	52.7	14.7

Nous disposons à présent, pour chaque buffer, de 14 variables paysagères mesurées et de 4 variables paysagères calculées (HSN, forêts, bâti, linéaires autres que haies). Le gradient de complexité du paysage recherché est acquis dans la plupart des zones concentriques, la variation est cependant plus réduite à certaines échelles spatiales, trop peu d'écart entre les valeurs et/ou beaucoup de données nulles du fait de la trop faible représentation de certaines composantes paysagères. C'est la raison pour laquelle ne seront pas retenues comme variables explicatives :

- La proportion de forêts mixtes, de forêts de résineux et de haies à toutes les échelles spatiales, dans les 3 régions
- La proportion d'habitats semi-naturels à 100 m en Aquitaine
- La proportion de forêts à 100 m en Aquitaine et en Roussillon
- La proportion de forêts de feuillus à 100 m dans les 3 régions
- La proportion de friche en Aquitaine
- La proportion de prairies en Roussillon
- La proportion de prairies à 100 m en Aquitaine et en Bourgogne
- La proportion de surface bâtie à 250 et 100 m (ne concerne que l'étude « chauves-souris » menée en Bourgogne)

2. Contexte paysager et tordeuses de la grappe (*Lobesia botrana*, *Eupoecilia ambiguella*)

2.1 Matériels et méthode

2.1.1 Mesure de l'abondance et des dégâts de tordeuses de la grappe

Entre 2013 et 2015 la pression des tordeuses sur les parcelles a été évaluée à travers le suivi des vols d'adultes et l'évaluation des dégâts résultants des attaques. Le suivi des vols s'est fait à l'aide de piège à phéromones changées toutes les deux semaines. Ensuite, nous avons estimé le nombre de glomérules en première génération et le nombre de pénétrations en deuxième génération. Ces observations ont été réalisées sur 5 inflorescences ou grappes successives par cep, ces derniers sont au nombre de 20, disposés le long d'un transect.

2.1.2 Mesure des taux de régulation naturelle des tordeuses de la grappe

La mesure de la régulation naturelle des tordeuses s'est faite à travers différentes méthodes pour évaluer la prédation et/ou le parasitisme à plusieurs stades et à différentes dates. Elle a été réalisée sur les populations naturelles présentes dans les parcelles ou sur des tordeuses issues d'élevage à l'INRA (méthodes dites "sentinelles").

Tout d'abord, nous avons mesuré le taux de parasitisme larvaire pour chaque génération entre 2013 et 2015. En cas de niveau de population élevé nous avons prélevé par parcelle la totalité des chenilles présentes sur 100 inflorescences ou grappes. En cas de faibles populations nous avons prélevé la totalité des chenilles rencontrées pendant 2 heures d'observation. Les observations ont porté sur 5 inflorescences ou grappes successives par poste d'observation réparti alternativement à gauche et à droite du transect. Les larves récoltées ont été élevées à température ambiante contrôlée (~ 24 °C) en cage individuelle (boîte), alimentées avec du milieu nutritif. Les cocons de parasitoïdes, les chrysalides, les chenilles mortes, les émergences et les parasitoïdes obtenus ont été notés deux à trois fois par semaine. Les parasitoïdes ont ensuite été conservés et identifiés à l'espèce avec la clé simplifiée de Villemant et Delvare (2011).

Ensuite, l'évaluation des taux de prédation larvaires a été réalisée en 2015 sur cochylis en première et deuxième génération. Ce taux de prédation a été évalué à l'aide de méthodes dites « sentinelles » qui consistent à exposer sur chaque parcelle et à chaque génération 10 bandelettes cartonnées supportant 5 chenilles au stade L5 fixées au support. Ces bandelettes ont été exposées à la prédation pendant 24 heures puis récupérées. Les taux de prédation ont ensuite été calculés sur la base des chenilles restantes ou partiellement prédatées.

L'évaluation de la prédation des œufs d'eudémis a été réalisée en 2015 (en deuxième génération). Sur chaque parcelle, dix bandelettes supportant chacune dix œufs ont été fixées sur la face inférieure d'une feuille sur dix ceps différents. Après 2 jours d'exposition à la prédation et au parasitisme, les bandelettes ont été récupérées et examinées à la loupe binoculaire pour dénombrer les œufs viables, avortés ou prédatés et évaluer le taux de prédation.

L'évaluation de la prédation et du parasitisme des chrysalides estivales d'eudémis a été réalisée en 2015. Sur chaque parcelle, dix bandes de papier ondulé abritant chacune 5 chrysalides ont été exposées pendant 5 jours. A l'issue de cette période, les chrysalides ont été récupérées pour dénombrer les nymphes, les manquantes et les non intègres.

Enfin, la régulation des chrysalides d'eudémis pendant l'hiver a été mesurée chaque année de 2013 à 2015. Pour cela 10 bandelettes de papier ondulé contenant chacune 10 chrysalides diapausantes ont été installées en septembre-octobre dans les parcelles (sur 10 entre-piquets successifs) et récupérées en mars de l'année suivante. Le nombre de chrysalides manquantes, parasitées ou prédatées a ensuite été évalué au laboratoire.

2.1.3 Analyse des données

Des modèles linéaires généralisés mixtes avec une distribution des erreurs adaptées (Binomial ou Poisson en fonction de la nature de la variable réponse) ont été ajustés pour analyser les effets de la complexité du paysage sur les différentes variables réponses explicitées ci-dessus. Nous avons testé indépendamment les effets de la proportion d'habitats semi-naturels à différentes étendues spatiales (de 100 à 1000m) puis les effets des différents types d'habitats semi-naturels : forêts, forêts de feuillus, friches et prairies. Ces analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel R (version 3.3.2), région par région car les réponses sur les jeux de données globaux étaient très régions-dépendantes. Les sources de dépendances modélisées par la partie aléatoire des modèles ont concerné la parcelle et/ou l'année.

2.2 *Résultats et discussion*

2.2.1 Effet du contexte paysager sur l'abondance et les dégâts de tordeuses de la grappe

Les analyses des effets de la proportion d'habitats semi-naturels à différentes étendues spatiales autour des parcelles de vigne sur le nombre d'eudémis et de cochylys capturées révèlent des effets variables en fonction des régions. Globalement, nos analyses mettent en évidence un effet négatif de la proportion en habitats semi-naturels et de la proportion en forêts sur le nombre d'eudémis capturées en Aquitaine et en Bourgogne (effet marginal en Aquitaine, $P = 0.05$ et effet significatif en Bourgogne $P < 0.01$; Figure 1a et b). Dans ces deux régions les étendues spatiales ressortant comme significatives pour expliquer les abondances d'eudémis sont de 250m et/ou de 500 m. En revanche pour la région Bourgogne, les analyses sur les abondances de cochylys indiquent des effets positifs de la proportion en habitats semi-naturels ($P < 0.01$). Si l'on considère les deux espèces ensemble, les populations de tordeuses diminuent avec une augmentation de la proportion de forêts de feuillus dans le paysage. L'analyse des données pour le Roussillon révèle un effet positif de la proportion en habitats semi-naturels et particulièrement des friches dans le paysage à 1 km (respectivement $P < 0.001$ et $P = 0.001$) (Figure 2a et b).

Ces résultats illustrent la forte dépendance contextuelle dans la réponse des populations de tordeuses au contexte paysager. Nos analyses indiquent que les types d'habitats semi-naturels influençant les dynamiques de populations ne sont pas les mêmes dans les différentes régions. En effet, là où ce sont plutôt les forêts de feuillus à des échelles spatiales proches des parcelles qui semblent avoir un effet négatif sur l'abondance de tordeuses en Aquitaine et en Bourgogne, il apparaît que ce sont plutôt les friches à des étendues spatiales plus larges (1 km) qui ont un effet positif sur l'abondance des eudémis. Nos résultats suggèrent donc des rôles différents des types d'habitats et des processus écologiques différents opérant à des échelles spatiales variables. Cette dépendance contextuelle peut également aussi être interprétée comme le reflet de structurations des paysages différentes entre les régions étudiées.

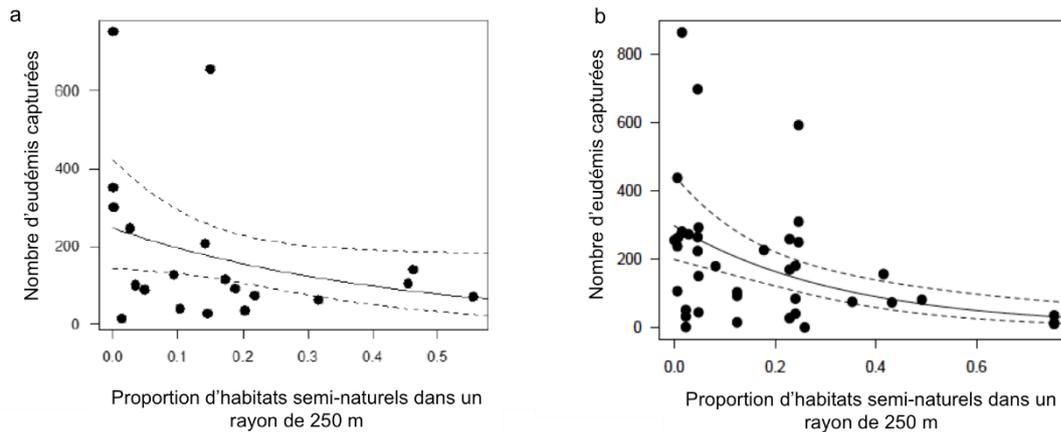


Figure 1 : Effets de la proportion d'habitats semi-naturels dans un rayon de 250m sur le nombre d'eudémis capturées en Aquitaine (a) et en Bourgogne (b).

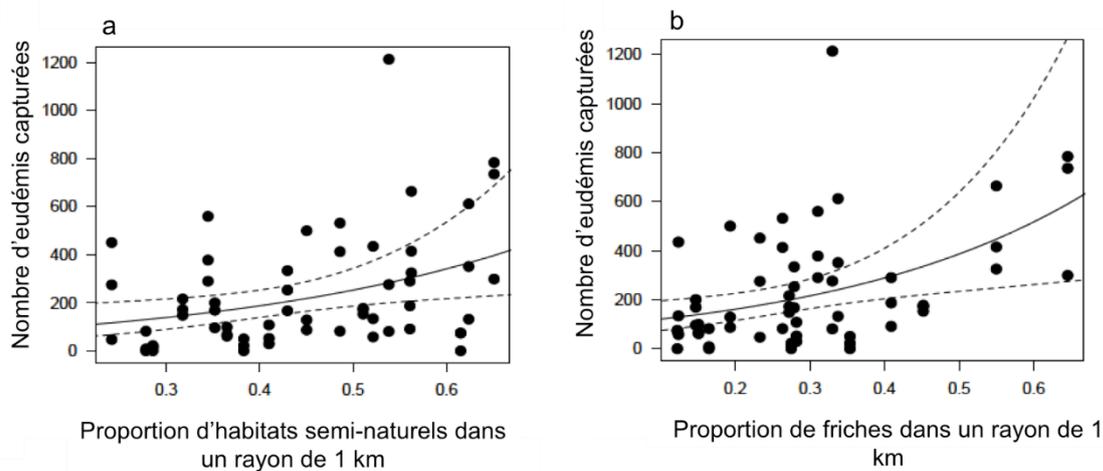


Figure 2 : Effets de la proportion d'habitats semi-naturels dans un rayon de 1 km (a) et de friches (b) sur le nombre d'eudémis capturées dans le Roussillon.

2.2.2 Effet du contexte paysager sur les régulations naturelles des tordeuses

Le taux de parasitisme larvaire sur eudémis est globalement faible pour les deux générations. En moyenne, toutes générations et années confondues, le taux de parasitisme d'eudémis en Aquitaine est de $8.6\% \pm 4.7\%$, de $5\% \pm 0.2\%$ en Bourgogne et de $9.7\% \pm 2.3\%$ dans le Roussillon. Le parasitisme des chenilles de cochylis, évalué uniquement en Bourgogne varie entre 0 et 25 %. En moyenne, et toutes générations et années confondues, le taux moyen de parasitisme de cochylis est de $0.8\% \pm 3.7\%$. Le parasitoïde majeur d'eudémis en Aquitaine et en Bourgogne est *Campoplex capitator*, alors qu'en Roussillon *Phytomypta nigrina*, *Diadegma fenestrata* et *C. capitator* sont retrouvés toutes générations confondues. En ce qui concerne les jeux de données utilisables, ce qui est le cas pour l'Aquitaine en première génération et le Roussillon en première et deuxième génération, l'analyse des effets des différentes variables paysagères sur le taux de parasitisme larvaire de première et deuxième génération ne révèle aucun effet des variables calculées aux différentes étendues spatiales.

Les taux de prédation des larves de première et deuxième génération après 24 heures d'exposition montrent une grande variabilité entre les parcelles. En moyenne $64\% \pm 42\%$ de larves sont prédatées en Aquitaine, $58\% \pm 41\%$ en Bourgogne et $53\% \pm 47\%$ dans le Roussillon (toutes générations confondues). L'analyse des données de prédation larvaires révèle des effets très variables du contexte

paysager en fonction des régions. Aucun effet du contexte paysager n'est trouvé en Aquitaine sur la prédation des larves de première et de deuxième génération. Aucun effet n'est mis en évidence pour la prédation des larves de première génération en Bourgogne alors qu'un effet positif significatif de la proportion d'habitats semi-naturels ou de friches dans un rayon de 1000m, de la proportion de prairies dans un rayon de 1000 et de 750m, sur la prédation des larves de deuxième génération est trouvé ($P=0.01$). En revanche, les analyses sur les données du Roussillon révèlent des effets antagonistes du même type d'habitats semi-naturels avec un effet négatif de la proportion de friches dans le paysage sur les taux de prédation des larves en première génération mais un effet positif de la proportion de friche sur les taux de prédation en deuxième génération (Figure 3, a et b).

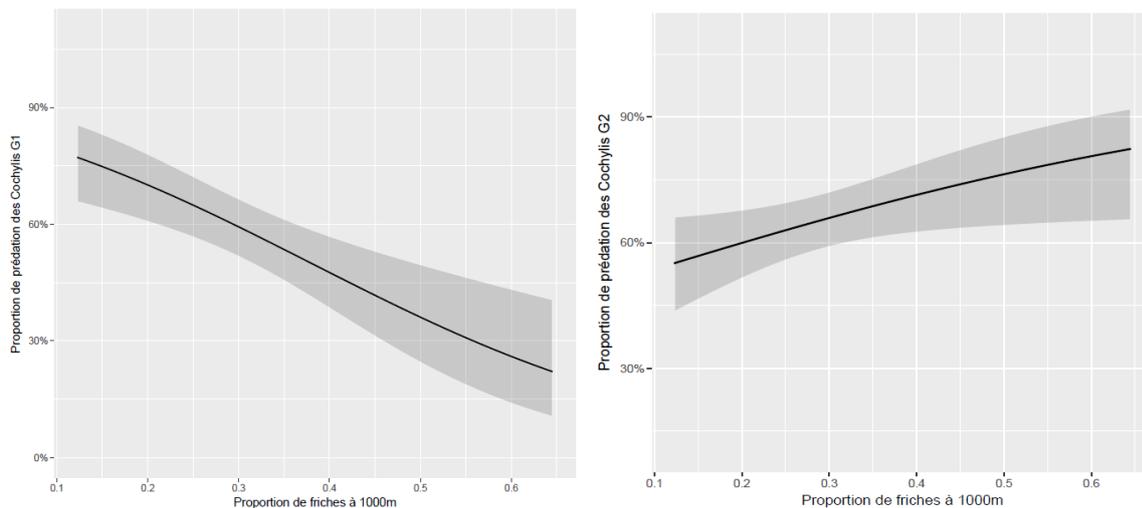


Figure 3 : Illustration de l'effet de la proportion de friches dans le paysage sur la prédation des larves de cochylys en première (a) et deuxième génération (b) en Languedoc-Roussillon.

De la même manière dans le Roussillon, la prédation des larves de cochylys augmente de manière marginale avec la proportion de forêts dans le paysage en première génération mais diminue avec la proportion de forêt dans le paysage en deuxième génération. Ces résultats sur la prédation larvaire dans le Roussillon font ressortir la variabilité importante des rôles potentiels et des effets de différents types d'habitats semi-naturels sur la régulation naturelle ainsi que la variabilité des effets d'un type d'habitat donné dans le temps.

Les niveaux de prédictions des œufs mesurés en 2015 sont en moyenne de $31\% \pm 13\%$ en Aquitaine, de $15.8\% \pm 10\%$ en Bourgogne et de $61\% \pm 15\%$ dans le Roussillon. Nos modèles ne révèlent aucun effet des variables paysagères sur les taux de prédation des œufs en Aquitaine. Dans le Roussillon, les modèles indiquent un effet positif significatif de la proportion de friches dans un rayon de 500 m sur le taux de prédation des œufs. En Bourgogne, les modèles mettent en évidence un effet positif significatif de la proportion de prairies à 1000 et 750m sur la prédation des œufs ($P=0.01$).

Les niveaux de régulation (prédation et parasitisme) des chrysalides estivales sont de $14.3\% \pm 11\%$ en Aquitaine, de $6.2\% \pm 5.4\%$ en Bourgogne et de $11\% \pm 6.7\%$ dans le Roussillon. La régulation est surtout une conséquence de la prédation, le parasitisme nymphal étant pratiquement nul. La méthode sentinelle mise en œuvre ne nous permet pas d'identifier les acteurs de cette prédation. Les analyses statistiques n'indiquent aucun effet des variables paysagères en Aquitaine et en Bourgogne mais révèlent un effet négatif significatif de la proportion de friche dans un rayon de 250m sur la régulation des chrysalides estivales dans le Roussillon (Figure 4).

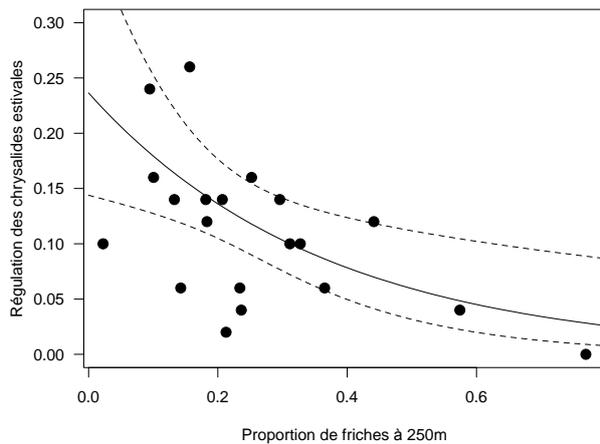


Figure 4 : Effet de la proportion de friches à 250m sur la régulation des chrysalides estivales d'eudémis dans le Roussillon

Les niveaux de régulation des chrysalides hivernantes sont en moyenne (toutes années confondues) de $43\% \pm 22\%$ en Aquitaine, de $37\% \pm 24\%$ en Bourgogne et de $31\% \pm 15\%$ dans le Roussillon. La régulation est assurée par les prédateurs secondés par les parasitoïdes qui cette fois sont actifs, les parasitoïdes majeurs étant les Ichneumonidae *Itoplectis tunetana*, *Dicaelotus inflexus*, *Itoplectis alternans* et *Ischnus alternator*. Quelle que soit la région, aucun effet du contexte paysager n'est mis en évidence sur les niveaux de régulation des chrysalides pendant l'hiver.

Globalement, nos analyses sur la régulation naturelle d'eudémis et de cochylis indiquent également une forte dépendance contextuelle des effets paysagers. A l'échelle nationale nous ne validons donc pas notre hypothèse initiale d'un effet strictement positif de la complexité du paysage sur les services de régulation naturelle. En effet, ce qui ressort de nos analyses est une grande variabilité dans les effets du contexte paysager sur les services de régulation naturelle avec une variabilité inter- et intra-région importante et des dynamiques temporelles pouvant être contraires (e.g., effet négatif puis positif de la proportion de friches sur la régulation des cochylis en Roussillon en fonction des générations).

3. Contexte paysager et pyrale de la vigne (*Sparganothis pilleriana*)

3.1 Maréiels et méthode

3.1.1 Evaluation des dégâts de pyrale

Nous avons relevé, de 2013 à 2015, le pourcentage de ceps attaqués à partir du stade 12 (5 à 6 feuilles étalées). 100 ceps par parcelle ont été observés par série de 5 souches successives réparties alternativement à droite et à gauche le long d'un parcours d'observation. Un cep est considéré occupé dès lors qu'une chenille est trouvée dans un nid (feuilles agglomérées, glomérules).

3.1.2 Taux de parasitisme des chenilles de pyrale

Pour chaque parcelle, nous avons prélevé pendant 2 heures les chenilles de pyrale présentes sur les ceps attaqués puis nous les avons élevées, alimentées avec du milieu nutritif jusqu'à l'obtention du cocon (extériorisation du parasitisme) ou d'une chrysalide. Dans le cas de l'obtention d'une chrysalide nous avons convenu d'attendre quelques jours, l'émergence du parasitoïde pouvant se faire après la nymphose de l'hôte. Le taux de parasitisme a été calculé. Les auxiliaires (Ichneumonidae, Braconidae,

Eulophidae, Tachinidae...) obtenus ont été identifiés à l'espèce, au moins pour les parasitoïdes majeurs, avec la clé simplifiée de Villemant et Delvare (2011) ainsi que celle de Martinez (2011).

3.1.3 Analyse des données

L'effet de la proportion d'habitats semi-naturels ou de ses différentes composantes sur l'abondance des dégâts ou le parasitisme larvaire de la pyrale a été analysé sur les 3 années à l'aide de modèles linéaires généralisés mixtes. Nous avons supposé une loi de Poisson pour les données « nombre de ceps occupés » et une loi binomiale pour les données « taux de parasitisme ». Toutes les analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel R (version 3.3.2).

3.2 Résultats et discussion

3.2.1 Effet du contexte paysager sur les dégâts de pyrale

La Bourgogne est la seule région où l'activité de *S. pilleriana* s'est manifestée. En moyenne, toutes années confondues, le pourcentage de ceps occupés par parcelle est de 8.43 % \pm 9.0 %. Tous les sites, à l'exception d'un seul, présentent des dégâts de pyrale dont le niveau est bien en-deçà du seuil de traitement qui est de 80 %.

Les analyses portant sur le nombre de ceps occupés n'indiquent aucun effet des variables paysagères hormis un effet positif significatif de la proportion de friches dans un rayon de 1000 et 750m ($P < 0.01$).

3.2.2 Effet du contexte paysager sur le taux de parasitisme larvaire de la pyrale

En Bourgogne, chacun des 56 lots de chenilles prélevées in situ (plus de 3800 larves) présente un taux de parasitisme qui, toutes années confondues, est en moyenne de 37.19 % \pm 12.9 %.

17 espèces de parasitoïdes et 2 espèces d'hyperparasitoïdes ont été déterminées (Tableau 2), *Diadegma fenestrale* et *Bassus tumidulus* sont les parasitoïdes majeurs des chenilles de pyrale. *Gelis agilis*, *Meteorus ictericus*, et *Oedemopsis scabricula* obtenus pour la première fois en Bourgogne, ont été identifiés par Claire Villemant du Muséum national d'Histoire naturelle.

Aux différentes étendues spatiales, aucun effet des variables paysagères n'est mis en évidence sur le taux de parasitisme des chenilles de pyrale (Figure 5).

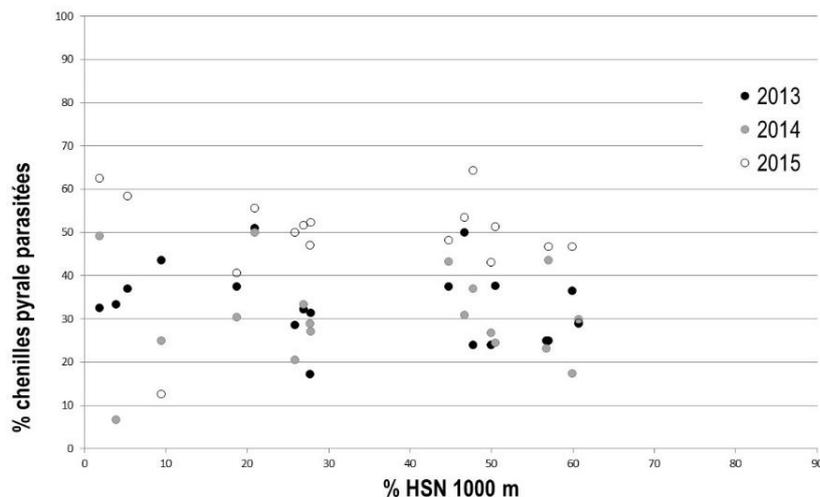


Figure 5 : Absence d'effet de la complexité du paysage sur le taux de parasitisme de *Sparganothis pilleriana*

Tableau 2 : Identification des parasitoïdes et hyperparasitoïdes obtenus de larves de *Sparganothis pilleriana*

Famille	Espèce	Nbre de chenilles parasitées
Ichneumonidae	<i>Diadegma fenestrata</i> (Holmgren, 1860)	765
Braconidae	<i>Bassus tumidulus</i> (Nees, 1812)	418
Ichneumonidae	<i>Tranosemella praerogator</i> (Linnaeus, 1758)	77
	<i>Stictopisthus unicolor</i> (Thunberg, 1824)	53
Bethylidae	<i>Goniozus claripennis</i> (Förster, 1851)	28
Ichneumonidae	<i>Enytus parvicanda</i> (Thomson, 1887)	27
	<i>Itoplectis maculator</i> (Fabricius, 1775)	6
Eulophidae	<i>Colpoclypeus florus</i> (Walker, 1839)	3
Braconidae	<i>Apanteles sicarius</i> Marshall, 1885	3
Ichneumonidae	<i>Lycorina triangulifera</i> Holmgren, 1859	2
Tachinidae	<i>Pseudoperichaeta nigrolineata</i> (Walker, 1853)	2
	<i>Eurysthaea scutellaris</i> (Robineau-Desvoidy, 1848)	2
Eulophidae	<i>Elasmus nudus</i> (Nees, 1834)	1
Ichneumonidae	<i>Campoplex capitator</i> Aubert, 1960	1
	<i>Gelis agilis</i> (Fabricius, 1775)	1
Braconidae	<i>Meteorus ictericus</i> (Nees, 1881)	1
Ichneumonidae	<i>Oedemopsis scabricula</i> (Gravenhorst, 1829)	1
	<i>Exochus</i> sp.	1
Braconidae	<i>Apanteles</i> sp.	1

4 Contexte paysager et prédateurs arthropodes occasionnels

4.1 Matériels et méthode

4.1.1 Abondance des prédateurs arthropodes occasionnels

En 2013 en Aquitaine, de 2013 à 2015 en Bourgogne et en Roussillon, l'abondance des prédateurs arthropodes occasionnels a été appréhendée par le biais d'aspirations ou de battages, réalisés une ou plusieurs fois par année, sur 30 ceps consécutifs d'un rang situé en milieu de chaque parcelle. Les chrysopes (adultes et larves), les punaises, les forficules, les opilions et les araignées ont été dénombrés. En Bourgogne, les chrysopes, forficules et opilions ont été identifiés à l'espèce, les araignées et les punaises au genre ou à la famille avec les clés simplifiées de Michel (2011), Emerit (2011), Ledoux (2011) et Streito (2011).

4.1.2 Analyses des données

L'effet de la proportion d'habitats semi-naturels, de forêts, de forêt de feuillus, de friches et de prairies sur l'abondance des araignées, des chrysopes et de punaises a été analysé à plusieurs étendues spatiales à l'aide de modèles linéaires généralisés mixtes. Pour se faire, le logiciel R (version 3.3.2) a été utilisé. Nous avons supposé une loi de Poisson pour ces données d'abondance.

4.2 Résultats et discussion

Les araignées sont les prédateurs occasionnels les plus abondamment capturés dans les 3 régions avec en moyenne au plus fort de la fréquentation (séance où leur présence est la plus élevée) 0.32, 0.99 et 0.66 araignée par cep respectivement en Aquitaine, Bourgogne et Roussillon. De nombreuses familles ont été identifiées, citons les principales pour la Bourgogne : Araneiidae, Philodromidae, Salticidae, Thomisidae et Theridiidae. Pour les autres prédateurs occasionnels, par ordre décroissant d'abondance nous rencontrons les opilions, les punaises, les forficules et les chrysopes en Aquitaine, les chrysopes, les punaises, les opilions et les forficules en Bourgogne, les punaises, les chrysopes, les forficules et les opilions en Roussillon. 5 espèces de chrysopes ont été identifiées notamment en Bourgogne : *Chrysoperla lucasina* (la plus abondante), *Chrysoperla affinis*, *Chrysoperla carnea*, *Dichochrysa prasina* et *Chrysopa walkeri*. Concernant les punaises, nous avons déterminé, toujours dans la même région, 13 taxons, familles, sous-familles ou genres. Certaines familles ou sous-familles comme les Coreidae, les Rhopalidae, les Mirinae, sont phytophages, d'autres comme les Nabidae, les Anthocoridae, les Reduviidae, sont prédatrices. Parmi les Lygaeidae, les Miridae, les Pentatomidae, les Orthotylinae et les Phyllinae, certaines espèces sont phytophages, d'autres sont prédatrices (Streito, 2011). Plusieurs espèces d'opilions ont été mises en évidence suite aux différentes aspirations, *Phalangium opilio* est l'espèce majoritairement rencontrée, on rencontre plus rarement *Mitopus morio*, *Odiellus spinosus* et *Oligolophus* sp. Les forficules capturés appartiennent à l'espèce *Forficula auricularia*.

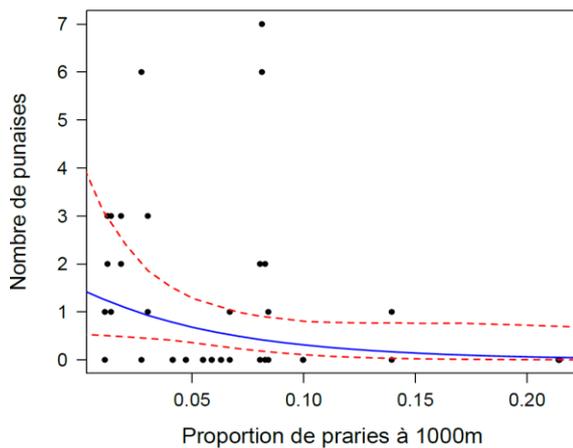


Figure 6 : Effet de la proportion de prairies à 1000m sur l'abondance des punaises en Aquitaine

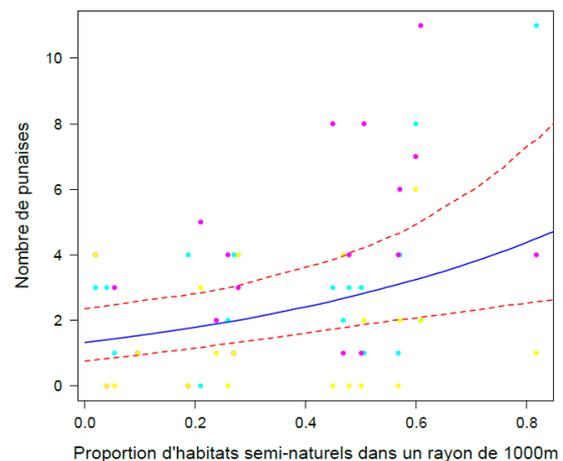


Figure 7 : Relation entre la proportion d'habitats semi-naturels à 1000 m et l'abondance de punaises en Bourgogne

Le contexte paysager n'a pas influencé l'abondance des prédateurs occasionnels capturés à l'exception de la proportion de prairies en Aquitaine qui a un effet significatif négatif sur l'abondance des punaises (Figure 6), de la proportion d'habitats semi-naturels qui en Bourgogne a un effet négatif significatif sur l'abondance des chrysopes et un effet positif significatif sur l'abondance des punaises, toutes espèces confondues (Figure 7). Cette dernière variable est également corrélée positivement à la proportion de forêts et à la proportion de friches à différentes étendues spatiales.

Les captures d'opilions et de forficules sont insuffisantes pour être analysées.

5. Contexte paysager et Phytoseiidae

5.1 Matériels et Méthode

5.1.1 Abondance des acariens

Nous avons dénombré toutes les formes mobiles de Phytoseiidae et d'acariens phytophages, au printemps et en été (avant et après la période des traitements phytopharmaceutiques), de 2013 à 2015, dans les 20 parcelles de chaque région, en prélevant aux deux périodes 50 feuilles au hasard et en procédant à l'extraction des acariens avec les méthodes de « trempage-agitation-lavage-filtration » (Boller, 1984) ou de « Berlese-Tullgren » (Kreiter *et al.* 2000). Une fois collectés, les acariens prédateurs ont été montés entre lame et lamelle puis identifiés à l'aide d'un microscope à contraste de phase et interférentiel (grossissement 400x) avec la clé d'identification des genres de Moraes (2017), qui tient compte des concepts génériques de Chant et McMurtry (2007) mondialement admis.

5.1.2 Densité des Phytoseiidae et de pollen de deux parcelles du Roussillon

Un suivi mensuel, d'avril à septembre, de l'abondance (feuille à feuille) et de la diversité des Phytoseiidae dans deux parcelles et leurs abords ainsi que le suivi de l'abondance des grains de pollen, alimentation alternative aux proies, sur une partie des échantillons de feuilles utilisés précédemment ont été mis en place en 2014 et 2015. 2 parcelles au contexte paysager dans un rayon de 1000 m très différent ont été sélectionnées, la parcelle n° 3 (Montesquieu-des-Albères) et la parcelle n° 18 (Maury) avec respectivement une proportion en d'habitats semi-naturels dans un rayon de 1000 m de 62.4 % et de 36.5 %.

Les grains de pollen de Pinaceae, très caractéristiques, ont été dénombrés spécifiquement. Pour chaque parcelle, nous avons compté la totalité des grains de pollen et ceux de Pinaceae sur 3 disques de 3.5 cm de diamètre sur 10 feuilles (30 disques) parmi les 50 prélevées. En 2015, les grains de pollen ont été dénombrés en totalité sur chacune des 50 feuilles prélevées.

5.1.3 Analyses des données

Des modèles linéaires généralisés mixtes avec une distribution des erreurs de type Poisson ont été ajustés pour analyser les effets de la complexité du paysage sur les densités d'acariens. Nous avons testé indépendamment les effets de la proportion d'habitats semi-naturels aux différentes étendues spatiales puis les effets des différents types d'habitats semi-naturels. Les sources de dépendances modélisées par la partie aléatoire des modèles ont concerné la parcelle et l'année. Une comparaison de moyennes et une corrélation multiple (mois et densité du pollen et densité Phytoseiidae) ont été réalisées pour les études portant sur le pollen. Les analyses ont été effectuées avec le logiciel R (version 3.3.2).

5.2 Résultats et discussion

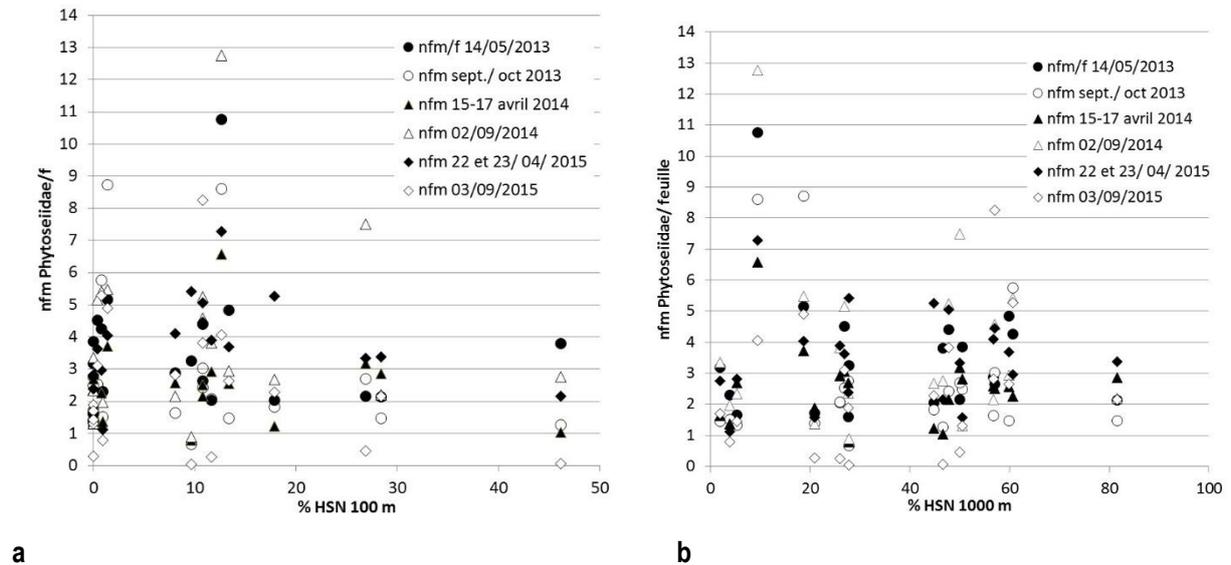
5.2.1 Effet du contexte paysager sur les populations d'acariens

Toutes les parcelles présentent une acarocénose équilibrée. Les Phytoseiidae, antagonistes naturels des acariens phytophages, sont systématiquement présents, à des niveaux de densité foliaire moyens à élevés. Les acariens phytophages sont en revanche soit absents, soit présents à l'état de trace [*Panonychus ulmi* (Koch) et *Eotetranychus carpini* (Oudemans) en Aquitaine, *P. ulmi* en Bourgogne et *E. carpini* en Roussillon].

Comme cela était attendu, les espèces majeures (98 à 100 % des identifications) rencontrées sur vigne sont *Typhlodromus pyri* Scheuten en Aquitaine et en Bourgogne et *Kampimodromus aberrans* (Oudemans) en Roussillon.

Les autres espèces identifiées dans les 20 parcelles mais très peu abondantes sont : *Amblyseius andersoni* (Chant), *Euseius stipulatus* (Athias-Henriot), *Neoseiulella tiliarum* (Oudemans), *Phytoseius juvenis* (Wainstein & Arutunjan) et *Paraseiulus talbii* (Athias-Henriot) en Aquitaine; *Neoseiulus alpinus* (Schweizer) et *P. talbii* en Bourgogne; *Paraseiulus triporus* (Chant & Yoshida-Shaul) et *Typhlodromus* (*Typhlodromus*) *phialatus* Athias-Henriot en Roussillon.

La densité foliaire en Phytoseiidae n'est pas corrélée avec la proportion en HSN, ni avec aucune des autres composantes paysagères (exemple Figure 8 a et b pour la Bourgogne).



a **b**
Figure 8 : Absence de corrélation entre le % d'HSN et les densités moyennes de Phytoseiidae en Bourgogne dans un rayon de 100 m (a) et de 1000 m (b).

Pourtant, tous les travaux et méta-analyses depuis le début des années 1990 (voir par exemple Chaplin-Kramer *et al.* 2011 ; Veres *et al.* 2013) montrent un effet positif de la complexité du paysage sur la biodiversité, les auxiliaires et le contrôle des populations de ravageurs. Ces travaux démontrent que les densités d'auxiliaires généralistes (cas des Phytoseiidae de la vigne) sont reliées au % d'HSN pour des dimensions de 0 à 6 km autour de la parcelle (Chaplin-Kramer *et al.* 2011). Or, les étendues spatiales choisies dans notre travail (0,1 à 1 km) sont bien incluses dans cet intervalle. Cette absence de corrélation dans le cadre de notre étude ne veut toutefois pas dire qu'il n'y en a pas à certaines époques de l'année et pour certaines autres dimensions spatiales, mais signifie que la méthode n'est peut-être pas adaptée aux Phytoseiidae. Les espèces de Phytoseiidae majeures dans les trois régions, *T. pyri* pour deux d'entre elles et *K. aberrans* pour la 3^e, sont des espèces adaptées aux fréquentes perturbations de l'agrosystème vigne et sont très abondantes aux abords des parcelles, d'autant plus s'il s'agit de régions viticoles très anciennes (Tixier 2000 ; Tixier *et al.* 2000a & b, 2002). L'apport de ces auxiliaires depuis l'environnement dans les parcelles est d'autant plus important que les zones sources en prédateurs sont proches des parcelles (Tixier *et al.* 1998, 2000a & b, 2002). Il est légitime de considérer qu'il eut été plus adapté d'adopter une méthodologie spécifique pour étudier le lien entre la densité foliaire en Phytoseiidae et la proportion en HSN tout au long de l'année et non deux fois uniquement en avril et septembre comme dans le présent projet. Certaines revues critiques ont été réalisées sur la diversité des indicateurs de complexité du paysage (par exemple Chisholm *et al.*, 2014) et il conviendrait dans une prochaine étude de s'intéresser à ces autres paramètres.

5.2.2 Effet des retombées polliniques sur la densité de *Kampimodromus aberrans*

L'environnement proche des 2 parcelles a fait l'objet de recherche de Phytoseiidae. *Kampimodromus aberrans* est l'espèce dominante dans la végétation avoisinante dans les deux situations, on rencontre également à Montesquieu d'autres espèces présentes en faible densité comme *T. pyri*, *Typhlodromus (Anthoseius) rhenanoides* Athias-Henriot et *Typhloseiella isotricha* (Athias-Henriot),

Au niveau des parcelles, les principaux résultats obtenus en 2014 et 2015 montrent que les densités de *K. aberrans* sont significativement plus élevées à Montesquieu-des-Albères qu'à Maury, il en est de même pour la densité pollinique en 2014 mais pas en 2015 où il a été trouvé significativement plus de pollens totaux et de pollens de Pinaceae sur feuilles à Maury qu'à Montesquieu-des-Albères. L'effet de la complexité du paysage sur la densité pollinique, résultante de la retombée pollinique et de la consommation de pollen, n'est donc pas constant d'une année à l'autre

A l'exception de la situation rencontrée au mois d'avril, l'abondance de pollen sur les feuilles a un effet positif sur la densité de la population de *K. aberrans* durant la saison (Figure 9). Toutefois les charges polliniques variables rencontrées ne semblent pas constituer un facteur limitant les densités élevées de *K. aberrans* dans les parcelles.

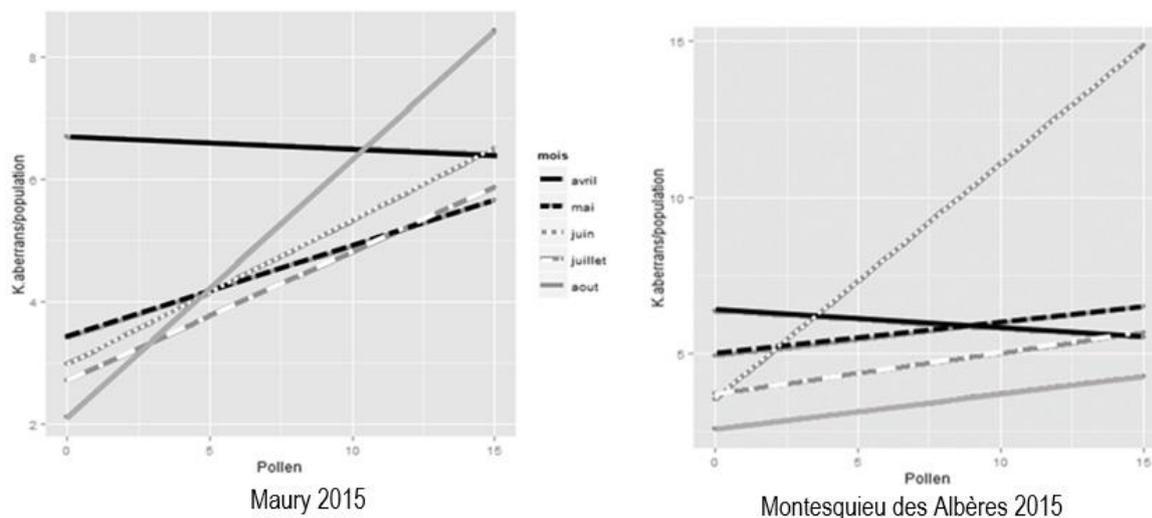


Figure 9 : Effet de la densité de pollen sur la densité totale de *Kampimodromus aberrans* dans les deux parcelles du Roussillon durant 5 mois en 2015

6. Contexte paysager et faune aviaire

6.1 Matériels et méthode

6.1.1 Les parcelles d'étude

Cette étude s'est appuyée sur le réseau de 20 parcelles de vigne situées en Bourgogne entre Santenay et Dijon. Plantées avec le même cépage (Pinot Noir), elles sont toutes conduites en agriculture biologique. Durant la période d'étude, elles n'ont fait l'objet d'aucune protection insecticide et ont été désherbées mécaniquement. La protection phytosanitaire a visé essentiellement le mildiou et l'oïdium. Ces maladies ont été contrôlées avec des fongicides minéraux (sels de cuivre et soufre) et des préparations naturelles (tisanes d'ortie ou de prêle).

6.1.2 Le recensement des oiseaux

L'avifaune a été recensée par la méthode des transects d'observation en 2013, 2014 et 2015. Cette méthode consiste à identifier et compter les oiseaux tôt le matin en marchant régulièrement sur la périphérie puis sur l'inter rang du milieu de chaque parcelle. Les oiseaux sont identifiés à partir de leurs chants et cris, et/ou en les observant posés ou en vol. Nous avons uniquement considéré les oiseaux qui avaient un lien avec les parcelles, c'est-à-dire ceux qui venaient y nicher ou s'y nourrir. Une première série de comptages a été réalisée fin avril puis une deuxième fin mai. Pour une espèce donnée, on a retenu le plus élevé des effectifs obtenus au cours des deux séries. A partir de ces données nous avons calculé deux variables : l'abondance (nombre total d'oiseaux toutes espèces confondues) et la richesse spécifique (nombre total d'espèces observées) par parcelle.

6.1.3 Analyse des données

Toutes les analyses statistiques ont été faites avec le logiciel R (version 3.2.3). L'effet de la proportion d'éléments semi-naturels aux deux distances sur l'abondance ou la richesse spécifique a été analysé indépendamment les trois années à l'aide de corrélations de Spearman. Il a ensuite été analysé pour les trois années ensemble à l'aide de modèles linéaires généralisés mixtes en mettant comme variables explicatives l'année et la proportion d'éléments semi-naturels et l'identité de la parcelle comme variable aléatoire. Nous avons supposé une loi de Poisson pour les données d'abondance et de richesse spécifique et choisi une fonction de lien logarithmique. Les résidus des modèles ont été vérifiés visuellement.

L'analyse de la communauté a été effectuée par une analyse de redondance (RDA) avec le taux de recouvrement des habitats semi-naturels dans un rayon de 100 et 1000 m autour des parcelles comme variables environnementales.

6.2 Résultats et discussion

Cinquante espèces d'oiseaux ont été recensées sur l'ensemble des 20 parcelles de vigne de 2013 à 2015. A titre de comparaison, Barbaro *et al.* (2017) ont trouvé 56 espèces d'oiseaux dans le même nombre de parcelles de vigne en Aquitaine. Ces espèces sont insectivores (64 %), granivores (23 %) et omnivores (13 %). La structure fonctionnelle de la faune aviaire du vignoble en Bourgogne est proche de celle du vignoble valaisan (Sierro et Arlettaz, 2003). Les espèces les plus fréquentes et les plus abondantes sont, par ordre décroissant : la fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*), la linotte mélodieuse (*Carduelis cannabina*), le merle noir (*Turdus merula*), le pinson des arbres (*Fringilla coelebs*), le bruant zizi (*Emberiza cirius*), le serin cini (*Serinus serinus*), le pigeon ramier (*Columba palumbus*), la corneille noire (*Corvus corone*), la mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*), la mésange charbonnière (*Parus major*), le rougequeue noir (*Phoenicurus ochruros*), le pouillot véloce (*Phylloscopus collybita*), l'alouette lulu (*Lulula arborea*) et la grive draine (*Turdus viscivorus*).

L'abondance (Figure 10a) et la richesse spécifique (Figure 10b) des oiseaux ne dépendent pas des années (abondance $p = 0.62$ et richesse spécifique $p = 0.77$). En revanche, elles sont positivement associées avec le taux de recouvrement en habitats semi-naturels dans un rayon de 100 m autour des parcelles les 3 années d'étude (abondance $p = 7.6 \cdot 10^{-4}$; richesse spécifique $p = 8.9 \cdot 10^{-4}$).

Dans un rayon de 1000 m autour des parcelles, l'abondance ne dépend pas du taux de recouvrement en habitats semi-naturels ($p = 0.09$). A cette distance, la richesse spécifique ne l'est pas non plus en 2013 (corrélation de Spearman : $p = 0.12$) et 2014 ($p = 0.21$) mais elle l'est en 2015 ($p = 0.049$).

Par ailleurs, une analyse de redondance indique que la présence de certaines espèces d'oiseaux forestières semble associée avec celles des habitats semi-naturels à 1000 m. Ces espèces sont le pinson des arbres, la grive draine, le troglodyte mignon, le pouillot véloce et les mésanges. Par

conséquent nous pouvons dire que la faune aviaire semble être surtout déterminée par l'hétérogénéité de l'occupation du sol à l'échelle locale. Pithon *et al.* (2016) ont obtenu les mêmes résultats sur les communautés d'oiseaux dans des parcelles de vigne situées dans la vallée de la Loire. La plupart des espèces d'oiseaux recensées sont des passereaux de petite taille qui à cette période de l'année, c'est-à-dire en période de reproduction, sont très cantonnés et ont de petits territoires généralement de 100 m à 200 m autour de leur nid. Cela peut expliquer le fait que l'environnement des parcelles de vigne ait surtout une influence à l'échelle locale.

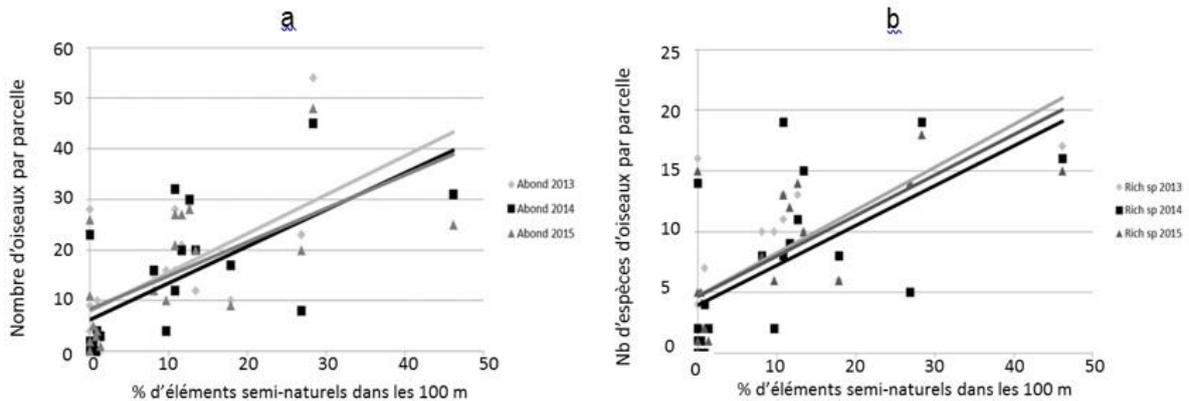


Figure 10 : Corrélation entre l'abondance (a), la richesse spécifique (b) et le taux d'habitats semi-naturels dans un rayon de 100 m autour des parcelles de vigne.

7. Contexte paysager et chiroptères

7.1 Matériels et méthode

7.1.1 Suivi des chiroptères

En Bourgogne, nous avons identifié les espèces de chiroptères rencontrées dans les espaces viticoles et quantifié leur activité insectivore. La méthode utilisée est la reconnaissance acoustique des chiroptères (Barataud, 2001, 2012) au moyen d'un détecteur d'ultrasons Pettersson D1000X. Des séances d'écoutes de 30 minutes ont été effectuées sur le dispositif à raison de 5 parcelles par soirée, au cours de deux ou trois soirées consécutives, avant et pendant l'activité de vol des tordeuses de la grappe de 1^{ère} et 2^{de} génération, activité suivie au moyen de pièges sexuels dotés de capsules à phéromones minidosée, relevés hebdomadairement. Les points d'écoute ont été réalisés le long d'un transect qui longe un rang dans chaque moitié de parcelle et les deux contours de la parcelle de vigne échantillonnée. Les chauves-souris contactées ont été identifiées à l'espèce ou au groupe d'espèces à l'aide du logiciel « Batsound ». Certains enregistrements ont été analysés par Yves Tupinier, expert en identification acoustique. Il a ainsi été possible de quantifier l'indice d'activité (contacts/heure), l'activité de chasse et les captures. L'identité des proies demeure cependant inconnue. L'unité de mesure de l'activité des chauves-souris est le contact acoustique, l'indice d'activité s'exprime et se mesure en nombre de contacts par heure, contact qui peut traduire une activité de transit, de chasse ou de capture. L'activité de capture d'insectes se caractérise par une augmentation progressive de la fréquence d'émissions des ultrasons, le nombre de signaux par unité de temps s'accroît alors que la durée de ces derniers diminue, la largeur de bande de fréquence s'élargit. Ce rythme rapide, cris plus nombreux et plus courts en durée, est suivi par une courte phase de silence qui a lieu au moment de la capture. Ce type de séquence qui révèle une capture d'insecte est appelé buzz par les anglophones. L'activité insectivore s'exprime en nombre de buzz ou de captures par heure.

7.1.2 Analyse des données

Nous avons analysé les données avec le logiciel R (version 3.3.2) en mettant en œuvre des modèles linéaires mixtes généralisés (effet aléatoire : année et parcelle) avec une distribution des erreurs de type Poisson ou Binomiale selon la variable à expliquer. Les différents modèles construits ont testé successivement les effets de différentes variables explicatives indépendamment : la proportion d'habitats semi-naturels, de forêts, de forêts de feuillus, de forêts de résineux, de friches et de prairies, et ce à plusieurs étendues spatiales (100m, 250m, 500m, 750m, 1000m). Nous avons délibérément choisi d'utiliser une approche simple nous permettant d'analyser les effets du gradient de complexité seul, dans un premier temps, sans prendre en compte des interactions potentielles entre variables paysagères voir avec des covariables locales. Cette approche nous permet de tester notre hypothèse initiale quant aux effets potentiels de la complexité du paysage, au sens large, sur la richesse et l'activité des chauves-souris.

7.2 Résultats et discussion

Seules 10 parcelles situées en Bourgogne constituent le dispositif expérimental « chauves-souris ». Il s'agit des parcelles 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, et 15.

7.2.1 Richesse spécifique des chiroptères

La durée d'écoute, suite à 3 années d'étude, varie de 5 h 30 mn à 7 h selon les parcelles. Durant cette période, toutes les parcelles du dispositif sont fréquentées par au moins six espèces de chauves-souris (Tableau 3).

Tableau 3 : Nombre d'espèces de chiroptères fréquentant les parcelles

N°	Lieu-dit	Richesse2013	Richesse2014	Richesse 2015	Sur les 3 ans
5	Les Largillas	7	5	3	8
6	Volnay Santenots du Milieu	4	6	4	8
7	Le Clou	8	5	5	9
9	Les Lormes	3	2	6	6
10	Beaune Teurons	8	5	7	10
11	La Grande Châtelaine	8	9	8	13
12	Les Gollardes	9	4	6	12
13	Les Fourneaux	7	2	2	7
14	Belles Filles	6	3	3	7
15	Corton le Rognet	5	5	2	7

A ce jour, au moins quinze espèces sont identifiées. La liste par ordre décroissant du nombre de contacts enregistrés durant l'étude (chiffre indiqué entre parenthèse) est la suivante :

Pipistrellus pipistrellus (2062), *Pipistrellus kuhlii* (816), *Eptesicus serotinus* (287), *Pipistrellus kuhlii/nathusii* (193), *Nyctalus leisleri* (47), *Myotis myotis/blythii* (37), *Nyctalus noctula/lasipterus* (35), *Plecotus sp.* (31), *Barbastella barbastellus* (24), *Myotis nattereri* (13), *Myotis sp.* (7), *Myotis mystacinus* (4), *Miniopterus schreibersii* (4), *Myotis emarginatus* (2), *Myotis bechsteinii* (1).

D'après nos analyses statistiques, la proportion d'habitats semi-naturels présente un effet significatif positif à 1000, 750, 500, 250 et 100 m sur la richesse spécifique des chauves-souris (figure 11). Le modèle utilisant la proportion de forêts montre, quelle que soit l'étendue spatiale, un effet significatif positif sur la richesse spécifique des chiroptères. Il semble donc que parmi les composantes des

habitats semi-naturels, ce soit la proportion de forêts qui influence positivement la diversité (*i.e.*, richesse spécifique) des chiroptères.

Cette richesse est donc dépendante du contexte paysager mais semble également l'être de la période d'écoute et/ou de l'année puisque parfois très variable pour une parcelle donnée. A noter que certaines espèces comme *Nyctalus leisleri*, *Nyctalus noctula* et *Barbastella barbastellus*, fréquentant plutôt les milieux forestiers assez ouverts et/ou les paysages de bocage, sont contactées dans le vignoble. *B. barbastellus*, se rencontre non seulement sur des parcelles à l'environnement paysager complexe comme « La Grande Châtelaine » mais également sur des parcelles comme « Corton Le Rognet » dont la proportion en habitats semi-naturels aux différentes échelles spatiales est nettement plus faible.

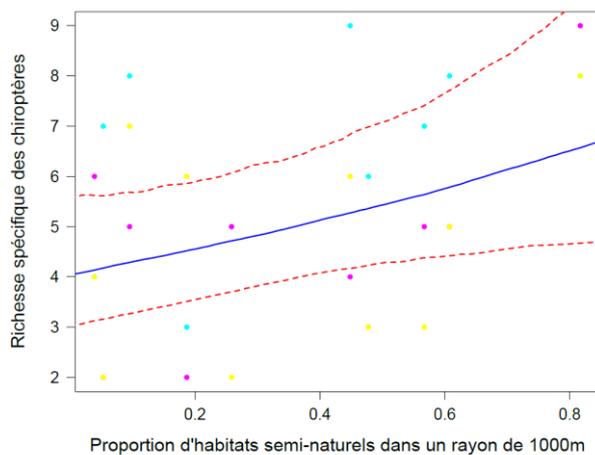


Figure 11 : Effet de la proportion d'habitats semi-naturels dans un rayon de 1000 mètres sur la richesse spécifique des chauves-souris.

7.2.2 Indice d'activité

Au cours des 3 années d'étude, toutes parcelles confondues, le nombre de contacts par séance d'écoute est en moyenne de 22.8 ± 48.5 , soit un indice d'activité moyen de 45.6. Le nombre de contacts par séance d'écoute est compris entre 0 et 287, il peut être très variable d'une parcelle à l'autre lors d'une même séance d'écoute, d'une séance à l'autre pour une même parcelle.

Nos analyses indiquent que le nombre de contacts par heure augmente significativement avec la proportion de forêts à 100 m ainsi qu'avec la proportion de surface bâtie à 1 000 m.

7.2.3 Activité insectivore

Les valeurs relatives à l'activité insectivore sont nettement inférieures à celles présentées par l'indice d'activité. Le nombre moyen de captures par séance d'écoute de 30 minutes est de 1.78 ± 5.02 soit une activité insectivore moyenne de 3.56.

Cependant même si la plus grande activité des chauves-souris au vignoble est une activité de transit, toutes les parcelles à l'étude, à l'exception d'une seule « parcelle n°9, Les Lormes », ont été, au moins une fois lors des séances d'écoute, le théâtre de capture d'insecte par les chauves-souris. Les analyses statistiques révèlent un effet significatif positif de la proportion d'habitats semi-naturels (Figure 12) et de la proportion de forêts dans un rayon de 100 m sur l'activité insectivore des chiroptères. La proportion de prairies a un effet significatif négatif à 1 000 et 750 m. La proportion de surface bâtie a quant à elle un effet significatif positif à 1 000 m sur l'activité insectivore (Figure 13). La raison en est peut-être que les espèces qui sont les plus actives au vignoble sont des espèces ayant une préférence pour les gîtes anthropiques.

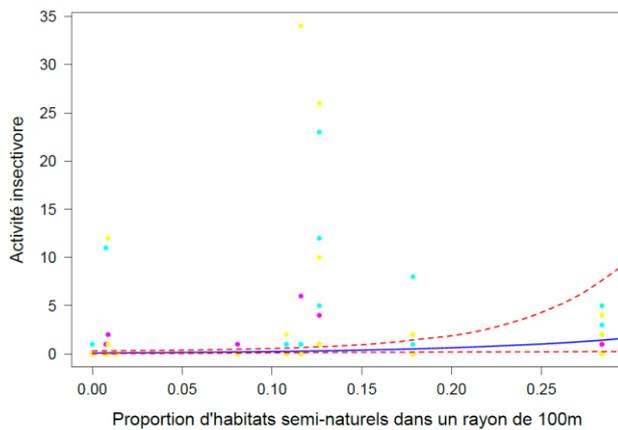


Figure 12 : Effet de la proportion d'habitats semi-naturels à 100 m sur l'activité insectivore des chauves-souris exprimée ici en nombre de captures par séance d'écoute de 30 minutes

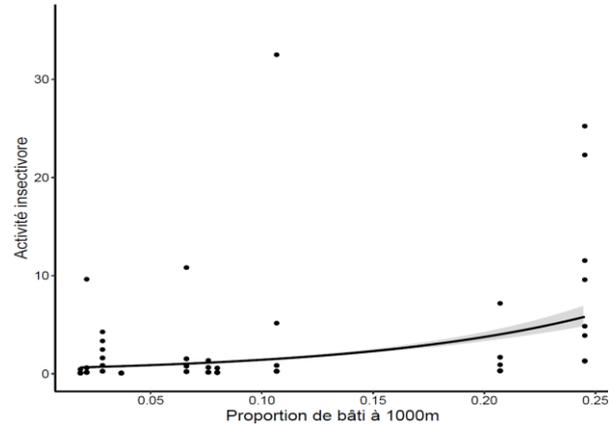


Figure 13: Effet de la proportion de surface bâtie à 1000m sur l'activité insectivore des chauves-souris exprimée ici en nombre de captures par séance d'écoute de 30 minutes

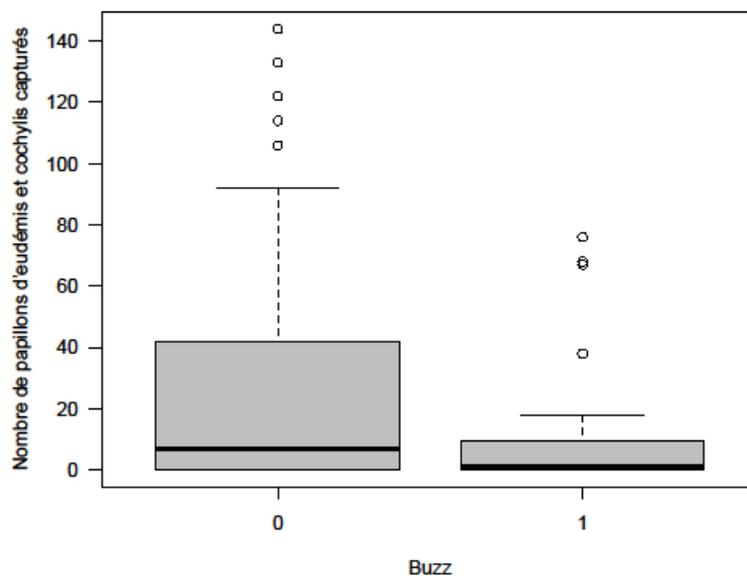


Figure 14 : Activité insectivore des chauves-souris et capture de papillons de tordeuses

Les espèces qui ont capturé des insectes au cours de cette étude sont au nombre de huit, les plus actives sont encore une fois *Pipistrellus pipistrellus*, *Pipistrellus kuhlii* et *Eptesicus serotinus*.

Si les chauves-souris sont réellement des prédateurs de papillons de tordeuses on est en droit de s'attendre à un nombre de papillons capturés plus faible dans les pièges sexuels situés dans les parcelles où l'activité insectivore est non nulle. Le modèle utilisant la variable binaire « buzz oui (1)/non (0)» révèle une différence significative entre le nombre de papillons d'eudémis et de cochylis piégés durant la semaine qui suit la séance d'écoute sur les sites où une activité insectivore a été enregistrée ou pas. Les sites sur lesquels on enregistre une activité insectivore (buzz = 1) présentent un nombre de papillons piégés significativement plus faible (Figure 14).

Cette relation n'apporte pas la preuve formelle que les chauves-souris consomment des imagos de cochylis ou d'eudémis. En effet, les chauves-souris chassent d'autres insectes dans un milieu qui leur

est favorable et qui peut l'être moins pour les tordeuses. On peut également soutenir l'hypothèse qu'en tant que prédateurs opportunistes on devrait relever une plus grande activité insectivore des chiroptères là où les proies sont en grand nombre, là où on les capture en grand nombre.

Seule l'analyse des fèces par diagnostic moléculaire permettrait de lever toute ambiguïté. Nous avons donc effectué une collecte de guano de chauves-souris durant la période de vol d'eudémis et de cochylys en 2015 et 2016, au niveau d'un gîte diurne de *Pipistrellus kuhlii*, de gîtes/reposoirs de *Pipistrellus pipistrellus*, de gîtes diurnes et de reposoirs nocturnes de *Rhinolophus hipposideros*, d'une carrière souterraine occupée principalement par des *Miniopterus schreibersii*. Près de 3000 échantillons sont en attente d'analyse, la mise au point des tests moléculaires de détection est en cours à l'INRA UMR SAVE.

Conclusions

A l'échelle des trois régions, nous ne validons pas l'hypothèse initiale d'un effet strictement positif de la complexité du paysage sur les services de régulation naturelle.

L'environnement paysager peut diminuer les dégâts provoqués par les tordeuses de la grappe ou augmenter la prédation des œufs ou des chenilles sentinelles mais pas dans toutes les régions et pas pour toutes les générations. De plus quand l'effet n'est pas nul, nos résultats peuvent mettre en évidence, dans certains cas, des rôles différents des composantes paysagères dans l'espace. Ainsi les friches semblent être un habitat particulièrement important pour expliquer les dynamiques de populations des tordeuses de la grappe dans le Roussillon alors qu'en Aquitaine et en Bourgogne ce sont les forêts qui influencent significativement les dynamiques de population. Un type d'habitat semi-naturel peut également présenter un effet variable dans le temps, comme les friches dont l'effet sur la prédation larvaire de cochylys en Roussillon est négatif ou positif selon la génération concernée. Ces résultats illustrent la forte dépendance contextuelle des effets de l'environnement paysager sur l'abondance et la régulation des tordeuses de la grappe. L'identification des leviers d'action permettant l'optimisation de la régulation naturelle de ces ravageurs ne pourra donc se réaliser qu'à l'échelle locale et nécessitera des travaux supplémentaires pour analyser les sources de variabilité.

Par ailleurs nous n'avons pas mis en évidence d'effet du contexte paysager sur le parasitisme larvaire pourtant substantiel de *S. pilleriana*, ni sur l'abondance des Phytoseiidae, ni sur l'abondance des prédateurs arthropodes occasionnels à l'exception de la proportion de prairies qui a un effet significatif négatif sur les punaises en Aquitaine, de la proportion d'habitats semi-naturels qui a un effet négatif significatif sur les chrysopes et un effet positif significatif sur l'abondance des punaises en Bourgogne.

Enfin, à certaines étendues spatiales, le taux de recouvrement des habitats semi-naturels a un effet positif significatif sur la richesse spécifique et l'abondance de l'avifaune, sur la richesse spécifique et l'activité insectivore des chiroptères. Ces résultats soulignent l'importance de la présence des espaces non cultivés dans les vignobles sur les communautés d'oiseaux et de chauves-souris, reste à démontrer qu'ils participent d'une manière ou d'une autre à la régulation des ravageurs de la vigne.

Globalement nos résultats vont donc à l'encontre de ceux obtenus sur d'autres cultures. Pour quelles raisons ? Cette différence résulte éventuellement de l'échelle temporelle et spatiale dans laquelle s'est déroulée notre étude, ainsi que du grand nombre de taxons et de services mesurés. De plus, une grande majorité des travaux publiés sur les effets du paysage sur la régulation naturelle concerne les grandes cultures. Nous pouvons donc émettre l'hypothèse que les paysages de cultures pérennes fonctionnent différemment des paysages de cultures annuelles et qu'ils sont peut-être moins dépendants de la recolonisation depuis les habitats semi-naturels. Enfin, il serait nécessaire d'approfondir l'analyse des jeux de données collectés pour essayer d'expliquer la dépendance contextuelle mis en évidence dans nos travaux en élaborant des modèles statistiques plus complexes

prenant en compte des covariables non utilisées ici (e.g., IFT...). Les méthodes mises au point et utilisées pour étudier la régulation naturelle ont permis de montrer que cette dernière pouvait atteindre des niveaux importants, il n'y a donc pas d'arguments pour remettre en cause ces méthodes. En est-il de même de la caractérisation de la complexité du paysage, des indicateurs retenus ? Notre connaissance des processus écologiques en jeu est-elle suffisante ?

Remerciements

Ce programme a reçu un concours financier du Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt, Casdar Innovation et partenariat 2012, projet « Biocontrol » n°1218 et du Bureau Interprofessionnel des Vins de Bourgogne.

Nous tenons également à remercier l'ensemble des viticulteurs qui ont mis leurs parcelles de vigne à disposition.

Références bibliographiques

- Barataud M., 2001. Ballade dans l'in audible. Identification acoustique des chauves-souris de France. Editions Sittelle. 51 p.
- Barataud M., 2012. Écologie acoustique des chiroptères d'Europe : Identification des espèces, étude de leurs habitats et comportements de chasse. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris ; Biotope, Mèze, 344 p. (Inventaires & biodiversité ; 2).
- Barbaro L., Rusch A., Muiruri E.W., Gravellier B., Thiery D., Castagneyrol B., 2017. Avian pest control in vineyards is driven by interactions between bird functional diversity and landscape heterogeneity. *Journal of Applied Ecology*. 54, 500-508.
- Boller E.F., 1984. Eine einfache Ausschwemm-methode zur Erfassung von raummilben, Thrips and anderen Kleinarthropoden im Weinbau. *Schweizerische Zeitschrift für Obst- und Weinbau* 120, 249–255.
- Butault J.-P., Dedryver C.-A., Gary C., Guichard L., Jacquet F., Meynard J.M., Nicot P., Pitrat M., Reau R., Sauphanor B., Savini I., Volay T., 2010. Synthèse du rapport d'étude Écophyto R&D : quelles voies pour réduire l'usage des pesticides ? INRA Editions.
- Bommarco R., Kleijn D., Potts S.G., 2013. Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. *Trends in Ecology & Evolution*, 28, 230–238.
- Chant D.A., McMurtry J.A., 2007. Illustrated Keys and Diagnoses for the Genera and Sub-genera of the Phytoseiidae of the World. Indira Publishing House, West Bloomfield, Michigan, 220 pp.
- Chaplin-Kramer R., O'Rourke M.E., Blitzer E.J., Kremen C., 2011. A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters*, 14, 922–932.
- Emerit M., 2011. Clé simplifiée d'identification des opilions. In : La faune auxiliaire des vignobles de France. Ouvrage collectif direction Sentenac G. Éditions France Agricole, Paris : 262-267.
- Kreiter S., Tixier M.-S., Auger P., Muckenstrum N., Sentenac G., Doublet B., Weber M., 2000. Phytoseiid mites of vineyards in France (Acari: Phytoseiidae). *Acarologia* 41(4), 77-96.
- Landis D.A., Wratten S.D., Gurr G.M., 2000. Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture. *Annu. Rev. Entomol.*, 45, 175–201.
- Ledoux J.C., 2011. Chapitre 4 : Araignées. In : La faune auxiliaire des vignobles de France. Ouvrage collectif direction Sentenac G. Éditions France Agricole, Paris 236-262.
- Martinez M., 2011. Clé d'identification des familles, genres et/ou espèces de diptères auxiliaires, parasitoïdes ou prédateurs des principaux insectes nuisibles à la vigne. In : La faune auxiliaire des vignobles de France. Ouvrage collectif direction Sentenac G. Éditions France Agricole, Paris : 315-320
- Michel B., 2011. Clé simplifiée d'identification des névroptères auxiliaires. In : La faune auxiliaire des vignobles de France. Ouvrage collectif direction Sentenac G. Éditions France Agricole, Paris : 321-324

Millennium Ecosystem Assessment 2005. Ecosystems and Human Well-being. A Framework for Assessment. Island Press, New York, NY.

Moraes G.J. de, 2017. Key to the genera of Phytoseiidae (Adult females). Working draft, personal communication. 52 pp.

Pithon J.A., Beaujouan V., Daniel H., Pain G., Vallet J., 2016. Are vineyards important habitats for birds at local or landscape scales ? Basic and Applied Ecology. 17, 240-251.

R Core Team., 2016. R: The R Project for Statistical Computing, <https://www.r-project.org/>

Rusch A., Chaplin-Kramer R., Gardiner M.M., Hawro V., Holland J., Landis D., Thies C., Tschardt T., Weisser W.W., Winqvist C., Woltz M., Bommarco R., 2016. Agricultural landscape simplification reduces natural pest control: A quantitative synthesis. Agriculture, Ecosystems & Environment, 221, 198–204.

Sierro A, Arlettaz R., 2003. L'avifaune du vignoble en Valais central : évaluation de la diversité à l'aide de transects. Nos Oiseaux. 50, 89-100.

Streito J.C., 2011. Chapitre 4 : Clé d'identification des Hémiptères (hétéroptères) auxiliaires. In : La faune auxiliaire des vignobles de France. Ouvrage collectif direction Sentenac G. Éditions France Agricole, Paris : 335-348.

Tixier M.-S., Kreiter S., Auger P., Weber M., 1998. Colonization of Languedoc vineyards by phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae): influence of wind and crop environment. Experimental and Applied Acarology 22, 523-542.

Tixier M.-S., Kreiter S., Auger P., Sentenac G., Salva G., Weber M., 2000a. Phytoseiid mite species located in uncultivated areas surrounding vineyards in three French regions. Acarologia 41(1-2): 127-140.

Tixier M.-S., Kreiter S., Croft B.A., Auger P., 2000b. Colonisation of vineyards by phytoseiid mites: their dispersal patterns in plot and their fate. Experimental and Applied Acarology 24, 191-211.

Tixier M.-S., Kreiter S., Croft B.A.; Auger P., 2002. Colonization of vineyards by Kampimodromus aberrans (Oudemans) (Acari: Phytoseiidae): dispersal from surrounding plants as indicated by random amplified polymorphism DNA typing. Agriculture and Forest Entomology 4, 255-264.

Tschardt T., Bommarco R., Clough Y., Crist T.O., Kleijn D., Rand T.A., Tylianakis J.M., Nouhuys S. van, Vidal S., 2007. Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. Biological Control, 43, 294–309.

Veres A., Petit S., Conord C., Lavigne C., 2013. Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. Agriculture, Ecosystems & Environment 166, 110–117.

Villemant C., Delvare G., 2011. Clé simplifiée d'identification des espèces d'hyménoptères parasitoïdes des Tortricidae de la vigne. In : La faune auxiliaire des vignobles de France. Ouvrage collectif direction Sentenac G. Éditions France Agricole, Paris : 292-311

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0)



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Innovations Agronomiques », la date de sa publication, et son URL)